

**Biologie évolutive des populations ouest-européennes
de crocidures (Mammalia, Insectivora).**
**III. Structure génétique des populations continentales
et insulaires de *Crocidura russula* (Hermann, 1780)
et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811)**

par J. CATALAN¹, F. POITEVIN^{2,4}, R. FONS^{3,4},
S. GUERASIMOV⁵ et H. CROSET^{1,4}

¹ Institut des Sciences de l'Evolution, CNRS UA 327,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex

² Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés,
Ecole Pratique des Hautes Etudes, même adresse

³ Laboratoire Arago, CNRS UA 117, 66650 Banyuls-sur-Mer

⁴ GRECO CNRS N° 130082 « Biologie comparée de populations de petits vertébrés »

⁵ Institut de Zoologie, Sofia, Bulgarie

Summary. — The genetic structure of the populations of two *Crocidura* species, *Crocidura russula* and *C. suaveolens* was analysed by protein electrophoresis. Allelic variation was examined at 26 structural gene loci in 10 populations of each species. Representative samples of the distribution area of both species were analysed.

The level of genetic differentiation between these species was relatively high and the pattern of genetic heterogeneity is not the same in the insular and continental populations. Stochastic and selective factors underlying are discussed.

Résumé. — L'analyse de la structure génétique des populations de crocidures par électrophorèse de 26 locus enzymatiques a porté sur 10 populations de *Crocidura russula* (82 individus) et 10 populations de *Crocidura suaveolens* (91 individus) provenant de différentes localités européennes continentales et insulaires couvrant une grande partie de leur aire de répartition.

Ces deux espèces ont un degré de différenciation élevé ($D = 0,432$) et les variations observées de la diversité génique et de l'hétérogénéité génétique pour les deux espèces soulèvent un intérêt particulier. Facteurs stochastiques et facteurs sélectifs doivent être envisagés pour comprendre les différents niveaux de polymorphisme observés.

INTRODUCTION

La structure génétique des populations de crocidures a été peu étudiée. Quand ce fut le cas (Catzeflis 1983, 1984 ; Catzeflis *et al.* 1985), les recherches ont

été menées essentiellement dans une perspective phylogénétique et secondairement pour retracer l'histoire du peuplement à partir des données de génétique biochimique selon une démarche découlant directement de la théorie neutraliste (Nei 1975). Dans ce contexte, les différences enregistrées sont donc interprétées en terme de taux de mutation par unité de temps.

Notre démarche est différente en ce sens que, parallèlement à l'analyse génétique qui suit, nous avons acquis de nouvelles données sur l'histoire récente, la chorologie, la distribution écologique et le mode d'utilisation de l'espace de nos deux modèles d'étude *Crocidura suaveolens* (Pallas 1811) et *Crocidura russula* (Hermann 1780) (Poitevin *et al.* 1986, 1987).

Les comparaisons peuvent dès lors se situer à différents niveaux d'intégration, allant de la structure génétique des espèces à l'échelle de leur aire de répartition à celle de populations locales. Cette approche permet de décomposer la variabilité et d'aborder les différences macro et microgéographiques. Ce faisant, il devient possible de distinguer l'effet du temps, de celui de la structure spatiale des populations naturelles, de celui, enfin, d'éventuels effets sélectifs, sur la composition allélique du génôme.

De ce point de vue, l'analyse comparée de populations revêt un intérêt particulier puisque, chez les Musaraignes, existent des situations continentales où les deux espèces sont sympatriques alors qu'elles sont strictement allopatriques dans les îles méditerranéennes : *Crocidura suaveolens* occupe préférentiellement les îles les plus humides (Corse, Minorque), tandis que *Crocidura russula* est inféodée aux îles arides (Sardaigne, Ibiza). Or la datation de la colonisation des îles est assez précise (Vigne 1983). Ces situations offrent également la possibilité de tester d'éventuels effets fondateurs et d'effets de dérive qui pourraient jouer un rôle important dans la différenciation et l'évolution des populations naturelles.

Dans cet article, nous nous limiterons à présenter les résultats obtenus sur la structure génétique des populations ; ils seront discutés dans un article de synthèse à paraître (Croset *et al.* en préparation).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Origine des échantillons.

Le tableau 1 précise le nombre d'individus étudiés par station et leur localisation géographique (Fig. 1). Les caractéristiques écologiques des stations échantillonnées ont déjà été détaillées dans un article précédent (Poitevin *et al.* 1987).

Analyse biochimique des échantillons.

Elle repose sur la technique d'électrophorèse qui permet la mise en évidence des morphes enzymatiques caractérisant une population. Les plaques d'amidon, support de la migration des protéines, permettent la visualisation, sous forme de taches colorées, des diverses formes protéiques propres à chaque individu et ainsi de connaître ses caractéristiques génétiques. Si, par suite d'une mutation, il y a remplacement d'un acide aminé par un autre de charge électrique différente, la mobilité de la protéine mutée est modifiée. Ces différences de mobilité peuvent être quantifiées : la valeur 100 est attribuée par convention à l'allèle le plus

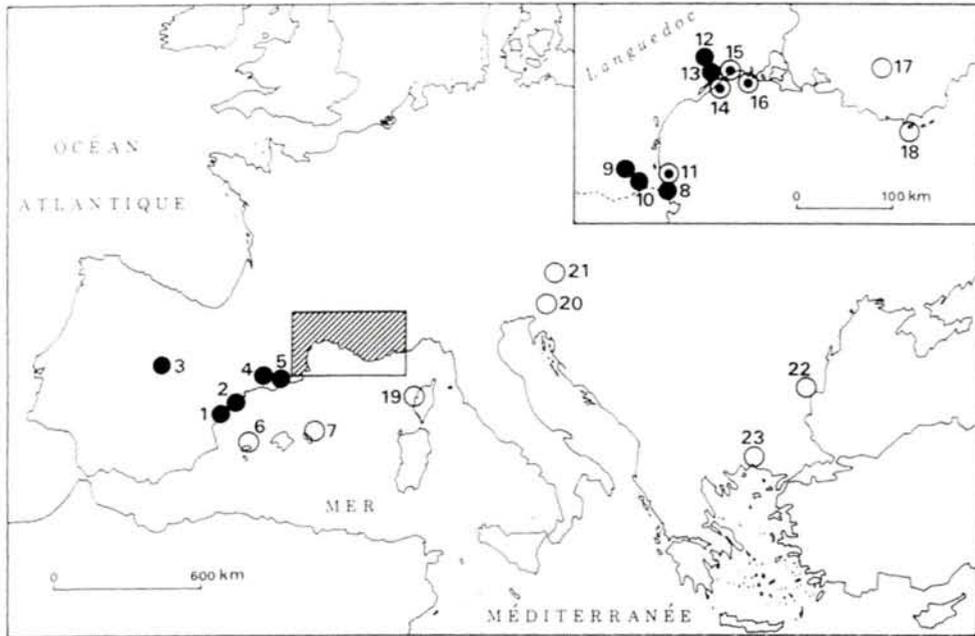


Fig. 1. — Localisation des stations d'échantillonnage de *Crocidura russula* (cercles noirs), de *C. suaveolens* (cercles blancs) et des deux espèces en syntopie (points cerclés) ; pour les numéros des stations, se reporter au tableau 1. *Erratum* : la population d'Ibiza (6) doit être marquée d'un cercle noir.

fréquent ; les allèles correspondant à une mobilité moindre seront notés par exemple 80 si leur déplacement relatif vaut 80 % de celui de l'allèle de référence ; ils seront notés 120 si leur mobilité est supérieure de 20 % par rapport à l'allèle 100.

Chaque protéine, révélée par une coloration spécifique, est notée en abrégé (Alb. pour albumine, par exemple). Les différents allèles sont donc finalement représentés par un sigle de la forme Idh-1¹³⁰ pour l'allèle 130 de Idh.

Le tableau 2 donne la liste des 26 systèmes enzymatiques analysés par électrophorèse sur gel d'amidon (pour les détails méthodologiques voir Catalan 1984 ; Pasteur *et al.* 1987).

Analyse des données.

Deux approches ont été utilisées pour comparer les structures génétiques inter et intra-populationnelles :

- le calcul d'indices à partir des fréquences alléliques ;
- l'analyse factorielle des correspondances (Autem *et al.* 1987 ; She *et al.* 1987).

Le calcul d'indices permet de mettre en évidence d'éventuelles divergences entre populations ou de déterminer l'hétérogénéité génétique d'une population donnée :

- les fréquences géniques sont calculées d'après les phénotypes interprétés sur les zymogrammes ; il s'agit de la fréquence brute des différents allèles ;
- la distance génétique de Nei (1972 in Pasteur *et al.* 1987) mesure la

TABLEAU 1. — Liste des stations étudiées. * : échantillon sur lequel tous les locus n'ont pas été étudiés).

Stations	N°	<i>C. russula</i>	<i>C. suaveolens</i>
ESPAGNE			
Sagunto	1	1	
Almenaria	2	22	
Madrid	3	1	
Fraga	4	1	
Borges Blanques	5	1	
Ibiza	6	9	
Minorque	7		4
FRANCE			
Pyrénées :			
Cerbère	8	10	
Mosset	9	1	
Oms	10	1	
Banyuls	11	3	3*
Montpellier (région) :			
Murviels-les-Montpellier	12	10	
Vic-la-Gardiole	13	8	
Les Aresquiers	14	18	7
Maguelonne	15	8	6
La Figueirasse	16	8	17
Aix-en-Provence	17		6
Porquerolles	18		4
Corse	19		9
YOUGOSLAVIE	20		1*
AUTRICHE	21		2*
BULGARIE	22		31
8 stations			
GRÈCE	23		1*

divergence génétique entre populations à partir des fréquences alléliques observées. Cet indice est peu influencé par la taille de l'échantillon — il suffit d'un individu — donc toutes les stations ayant les 26 locus analysés ont été utilisées pour les comparaisons. Ses valeurs peuvent s'échelonner de 0 (il y a alors identité génétique parfaite) jusqu'à 1 et plus (dans ce cas il y a une forte dissemblance génétique) :

$D = -\log I$ et $I = J_{xy}/\sqrt{J_x J_y}$ où J_{xy} est la moyenne arithmétique des J_{xy} (J_{xy} est la somme des $x_i y_i$) sur l'ensemble des locus, J_x (ou J_y) la moyenne arithmétique des j_x (ou j_y) (j_x ou $j_y =$ la somme des x_i^2 ou des y_i^2) sur l'ensemble des locus et x_i (ou y_i) est la fréquence du i ème allèle dans la première (ou deuxième) population ;

— l'indice de diversité génique (H_t) ou hétérozygotie théorique moyenne (Nei 1972 in Pasteur *et al.* 1987), est calculé selon la formule suivante :

$$H = \sum (1 - \sum x_i^2) / L.$$

x_i est la fréquence du i ème allèle à un locus donné ; L le nombre de locus.

Cet indice dépend de la taille de l'échantillon ; de ce fait les valeurs calculées pour les échantillons inférieurs à 5 sont mentionnées entre parenthèses.

TABLEAU 2. — Locus étudiés.

LOCUS	SYMBOLE	Allèles respectifs		
		C. russula	C. suaveolens	
<i>Alcool déshydrogénase</i>	Ach-1	100	100	
<i>Glycérol-3-phosphate déshydrogénase</i>	Gcr-1	100	80	Locus diagnostique
<i>Sorbitol déshydrogénase</i>	Sch-1	100	100	
<i>Lactate déshydrogénase</i>	Ldh-1 Ldh-2	100 100	100 100	
<i>Malate déshydrogénase</i>	Mdh-1 Mdh-2	100 100	100, 140 100	
<i>Enzyme malique</i>	Mod-1	100, 125, 160	125, 160	Locus semi-diagnostique
<i>Isocitrate déshydrogénase</i>	Idh-1 Idh-2	100 100, 20	100, 130 20	Locus semi-diagnostique
<i>Phosphogluconate déshydrogénase</i>	Pgd-1	100	120	Locus diagnostique
<i>Superoxyde dismutase</i>	Sod-1 Sod-2	100 100	100 200	Locus diagnostique
<i>Nucléoside phosphorylase</i>	Np-R Np-C	100, 120, 125, 132 100, 130	120, 130, 140 120, 130, 110	Locus semi-diagnostique Locus semi-diagnostique
<i>Glutamate oxaloacétate transaminase</i>	Got-1 Got-2	100, 120 100	100 100	
<i>Adénylate kinase</i>	Ak-1	100	100	
<i>Phosphoglucomutase</i>	Pgm-1	100, 130	120, 140	Locus diagnostique
<i>Guanine déaminase</i>	Gda-1	100	100	
<i>Glyoxalase</i>	Glo-1	100, 80	100	
<i>Mannose phosphate isomérase</i>	Mpi-1	100, 120, 60, 80	120	
<i>Glucose phosphate isomérase</i>	Gpi-1	100	125	
<i>Hémoglobine</i>	Hbb	100	100	
<i>Albumine</i>	Alb	100	98	Locus diagnostique
<i>Transferrine</i>	Trf	100	110	Locus diagnostique
<i>Estérases</i>	Es-1	100	90, 88	Locus diagnostique
<i>Estérase (4 Méthyl umbelliferyl acétate)</i>	Es-F	100	100	

Tous ces indices représentent des valeurs moyennes ; pour pallier cette perte d'information, nous avons utilisé parallèlement l'analyse factorielle des correspondances (AFC) qui permet de représenter la position relative de tous les individus dans un même plan, cette position étant déterminée par l'ensemble des mesures inhérentes à chaque point (c'est-à-dire le génotype de chaque individu aux locus polymorphes étudiés). Plusieurs AFC ont été réalisées pour comparer les deux espèces, et ensuite pour comparer les populations appartenant à une même espèce.

RÉSULTATS

1) Différenciation génétique

a) COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE

Sur les 26 locus enzymatiques analysés, 7 permettent de caractériser chacune des deux espèces car leurs allèles respectifs sont fixés différemment ; autrement dit, il n'existe pas d'individus présentant simultanément les deux allèles (Tab. 2) et 3 locus sont semi-diagnostiques.

7 locus sur 26 sont polymorphes, dans au moins une station, chez *C. russula* et 10 sur 26 le sont chez *Crocidura suaveolens* (Tab. 4).

La distance génétique moyenne entre les deux crocidures est de 0,432. Cette valeur est du même ordre que celle qui sépare les deux mulots *Apodemus sylvaticus* et *Apodemus flavicollis* (0,429) (Benmehdi *et al.* 1980) et les deux souris *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus* (0,350) (Bonhomme *et al.* 1984).

Au niveau de la diversité allélique, trois cas particuliers sont à signaler :

— le locus Idh-2 présente deux allèles (20 et 100) chez la plupart des populations continentales de *C. russula* ; il est monomorphe (allèle 20) à Ibiza. Cet allèle est aussi l'allèle qui est fixé dans toutes les populations de *C. suaveolens* analysées ;

— le locus Mod-1 est polymorphe dans toutes les populations de *C. suaveolens* allèles 125 et 160) ; il est fixé pour l'allèle 100 chez *C. russula*, à l'exception toutefois des populations de Banyuls et Ibiza où les trois allèles sont présents, et d'Espagne où le 100 et le 125 sont présents ;

— le locus Mpi-1 est à l'état homozygote chez les populations de *C. suaveolens* d'Europe orientale qui possèdent l'allèle 120 alors que les populations occidentales ont fixé l'allèle 100. Seules les *C. suaveolens* de Corse sont polymorphes pour ces deux allèles (Mpi-1¹⁰⁰ : 58 % ; Mpi-1¹²⁰ : 42 %) comme d'ailleurs la plupart des *C. russula* analysées.

L'analyse factorielle des correspondances oppose les populations de *Crocidura suaveolens* à celles de *Crocidura russula* sur l'axe 1. On note que les populations d'Ibiza de *Crocidura russula* occupent une position particulière sur l'axe 2 alors que les populations corses de *Crocidura suaveolens* restent dans le même nuage de points que les populations continentales de la même espèce. Cependant la projection sur les axes 2 et 3, si elle oppose toujours Ibiza au continent pour ce qui concerne *Crocidura russula*, classe également les populations de *Crocidura suaveolens* sur un gradient allant des populations continentales françaises aux populations bulgares, les populations insulaires de Minorque et de Corse occupant une position intermédiaire.

b) DIFFÉRENCIATION GÉNÉTIQUE CHEZ *Crocidura russula*

Diversité allélique (Tab. 3).

On note la présence de l'allèle Mpi-1⁸⁰ particulier aux stations de Vic, Banyuls et Cerbère à des fréquences respectives de 31 %, 17 % et 5 %. Pour le locus Np-R, l'allèle 120 est particulièrement bien représenté sur les quadrats littoraux (Aresquiers, Maguelonne) (30 %), et beaucoup plus faiblement à Vic (6 %) et absent à Murviels et dans les autres stations.

A Ibiza, on observe l'apparition au locus Aat-1 d'un allèle nouveau (Aat-1¹²⁰) et au locus Np-R les deux formes alléliques révélées (Np-R^{125, 132}) caractérisent cette population. On soulignera cependant que l'allèle 125 de ce dernier locus est également présent dans la population de Cerbère avec une fréquence de 5 % (à Ibiza : 89 %) et en Espagne à 50 %.

Distances génétiques inter-populationnelles (Fig. 2).

Plusieurs niveaux de différenciation sont observés : entre populations appartenant à une même région géographique, les valeurs de la distance de Nei sont

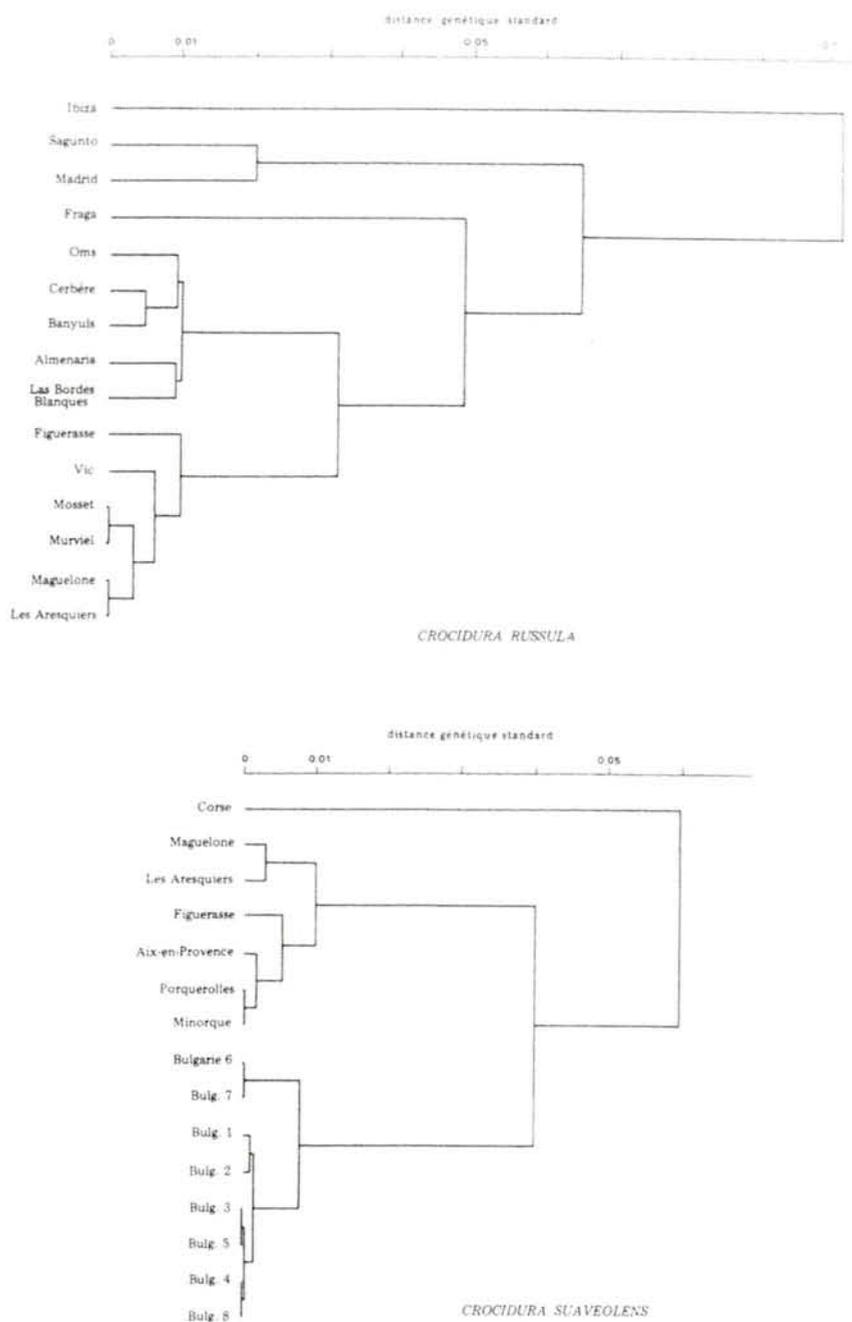


Fig. 2 et 3. — Dendrogramme basé sur les distances génétiques entre les populations de *Crocidura russula* (Fig. 2) et de *C. suaveolens* (Fig. 3).

inférieures ou égales à 0,01 ; entre régions, D est voisin de 0,02 entre le Languedoc et le Roussillon et de 0,04 et 0,06 entre les stations françaises et les stations espagnoles.

Seule la comparaison de la population d'Ibiza avec celles du continent révèle une distance moyenne encore plus grande (0,102). Quatre locus interviennent dans cette valeur (Idh-2, Mod-1, Np-R et Np-C) en présentant soit des allèles différents (Np-R, Np-C, Idh-2), soit des polymorphismes pour lesquels la fréquence de l'allèle commun avec *Crocidura russula* du continent est faible (Mod-1).

Sur le dendrogramme (Fig. 2), deux regroupements apparaissent : d'un côté les stations des Pyrénées orientales (sauf Mosset) et deux stations espagnoles, de l'autre les stations languedociennes. Ensuite, à un niveau plus élevé, se rattachent les stations espagnoles et celles d'Ibiza qui présentent le plus fort degré de divergence.

L'AFC (Fig. 4) permet de visualiser ces différences, les stations se disposent sur l'axe 2 de l'Espagne vers la Petite Camargue selon un gradient géographique ; on observe un recouvrement non négligeable des nuages des différentes régions. Seule la population d'Ibiza est isolée sur l'axe 1.

c) DIFFÉRENCIATION GÉNÉTIQUE CHEZ *Crocidura suaveolens*

Diversité allélique (Tab. 4).

Deux allèles aux locus Mdh et Gpi sont particuliers aux stations de Maguelonne et Les Aresquiers, à des fréquences de 12 % à 36 %, et deux allèles aux locus Pgm-1 et Np-R s'inversent en fréquence entre les deux stations Figueirasse et Maguelonne-Aresquiers. L'allèle 130 de Pgm-1, en faible fréquence à Figueirasse (3 %), est à une fréquence de 22 % à Maguelonne-Aresquiers, tandis que l'allèle 130 de Np-R, en forte fréquence à Figueirasse (41 %), diminue à 7 % aux Aresquiers et manque à Maguelonne.

Deux locus montrent un polymorphisme pour un allèle nouveau (Np-C¹⁴⁰ et Idh-1¹³⁰) dans les populations de Corse à des fréquences respectives de 50 % et 17 %. Remarquons la présence en Corse uniquement de l'allèle 120 au locus Mpi avec une fréquence de 42 % ; cet allèle étant fixé dans les populations d'Europe orientale.

Comme chez *Crocidura russula*, la différenciation génétique entre les quatre populations continentales françaises (La Figueirasse, Maguelonne, Les Aresquiers, Aix-en-Provence) est faible (Fig. 3), mais celles des populations bulgares l'est plus encore. En ce qui concerne les populations insulaires, nous trouvons le même niveau de différenciation entre Corse et Minorque, et Corse et Porquerolles ($D = 0,056$) qu'entre Corse et populations littorales ($D = 0,050 - 0,065$).

Sur l'AFC (Fig. 5), les stations sont plus séparées que celles de *C. russula* ; elles se disposent sur l'axe 1 selon un gradient géographique d'est (Bulgarie) en ouest (France continentale), la Corse occupant une position intermédiaire ; les îles de Porquerolles et de Minorque se superposent aux stations provençales. La population bulgare est bien isolée du bloc français ce qui traduit des combinaisons génotypiques particulières.

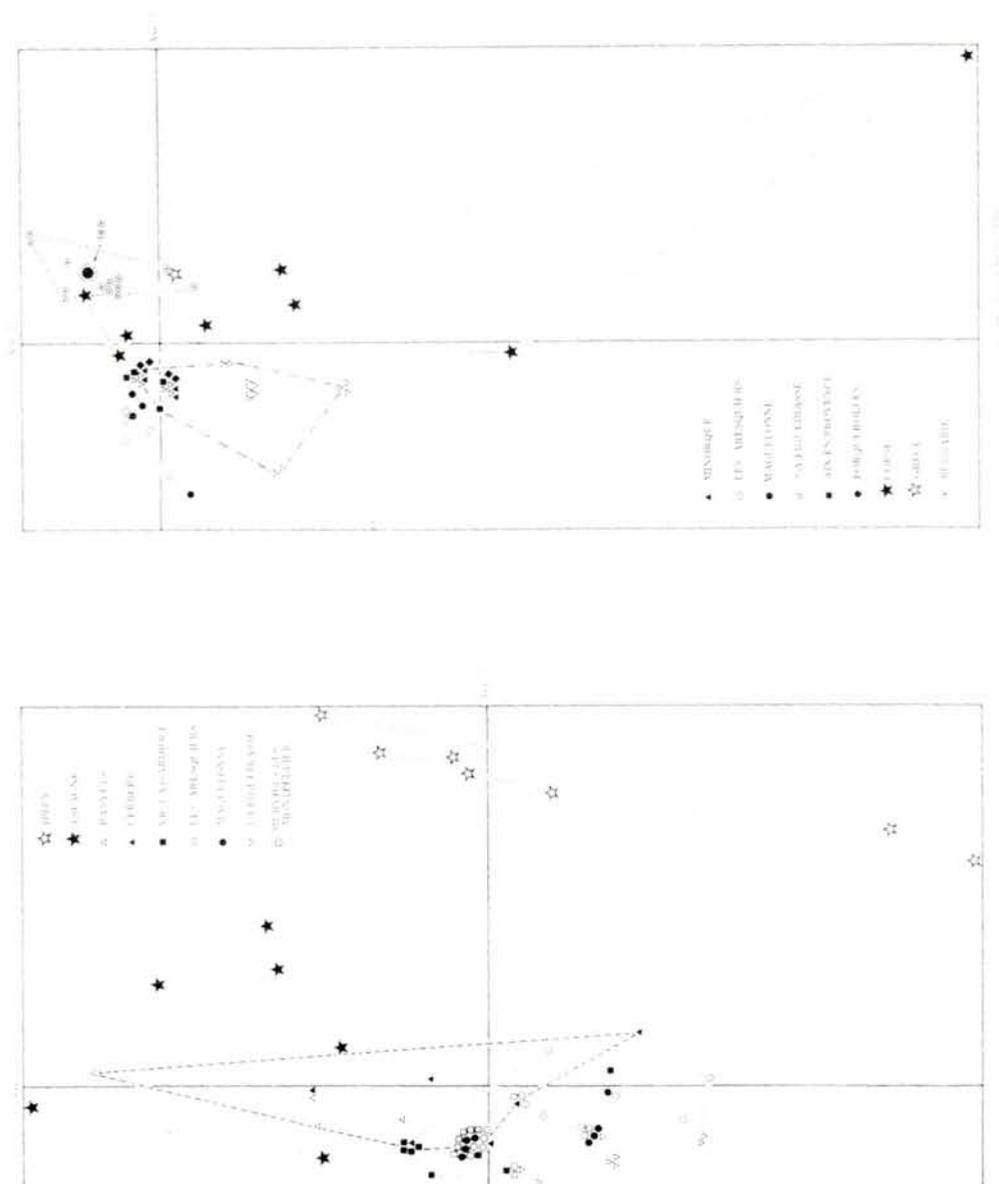


Fig. 4 et 5. — Projection des individus en fonction de leur génotype selon les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les traits réunissent les individus d'une même région ayant une répartition extrême. Populations de *Crocidura russula* (Fig. 4) et de *C. suaveolens* (Fig. 5).

TABLEAU 5. — Indices de variabilité génétique des populations de crocidures. Ht : hétérozygotie théorique ; P : taux de polymorphisme ; A : nombre moyen d'allèles par locus. (Les calculs concernant les stations ayant moins de cinq individus sont donnés à titre indicatif).

CROCIDURA RUSSULA		Ht \bar{x} = 2.95 \pm 1.98				CROCIDURA SUAVEOLENS				Ht \bar{x} = 2.87 \pm 2.27				
STATIONS	N	Ht \bar{x}	P%	A	STATIONS	N	Ht \bar{x}	P%	A	STATIONS	N	Ht \bar{x}	P%	A
ESPAGNE														
Sagunto	1	7,70	15,30	1,50	- littoral									
Almenaria	2	3,80	7,60	1,40	Les Aresquiers	7	6,30	23	1,6					
Madrid	1	3,80	7,60	1,28	Maguelonne	6	5,90	19,2	1,5					
Fraga	1	0	0	1,00	La Figueirasse	17	3,20	15,3	1,4					
Borjès	1	0	0	1,00	Aix en Provence	6	2,90	7,6	1,3					
		\bar{x} = 3.06 \pm 2.8					\bar{x} = 3.67 \pm 2							
IBIZA														
	9	3,50	11,50	1,50	- îles									
					Porquerolles	4	1,40	3,8	1,1					
					Corse	6	8,60	19,2	1,5					
FRANCE														
Pyénées														
Cerbère	10	3,90	19,20	1,70	MINORQUE	4	1,40	3,8	1,1					
Mosset	1	0	0	1,00	BULGARIE									
Oms	1	3,80	7,60	1,28		4	1,70	3,8	1,1					
Banyuls	3	4,50	11,50	1,50		6	2,90	7,6	1,2					
Montpellier (région)						5	2,60	3,8	1,2					
Vic	8	3,07	11,50	1,50		5	1,90	3,8	1,2					
Murviels	10	1,34	7,60	1,28		6	2,40	7,6	1,2					
Les arequiers	18	3,20	11,50	1,42		4	0,08	3,8	1,1					
Maguelonne	8	1,87	7,60	1,28		1	1,90	0	1,0					
Figueirasse	8	3,84	7,60	1,28										
		\bar{x} = 2.83 \pm 1.38					\bar{x} = 1.68 \pm 1.02							

2) Variabilité génétique

Nous avons constaté au niveau des stations littorales et insulaires une certaine hétérogénéité allélique qui nous a conduit à examiner la variabilité génétique à l'intérieur de chacune des populations analysées. Le tableau 5 révèle les points suivants :

L'hétérozygotie globale de 2,48 ‰ pour *Crocidura russula* et 4,52 ‰ pour *Crocidura suaveolens*, donnée dans notre première étude (Catalan et Poitevin 1981) résultait de ce que seules des populations locales de ces deux taxons avaient été analysées. En agrandissant le champ géographique, nous trouvons pour les deux espèces des taux d'hétérozygoties semblables : $2,95 \pm 1,98$ ‰ pour *C. russula* et $2,87 \pm 2,27$ ‰ pour *C. suaveolens*.

Cependant, on observe, dans le détail, des différences importantes entre les groupes géographiques.

C. russula présente ainsi une plus grande homogénéité sur toute son aire de distribution comme le montrent les valeurs de l'hétérozygotie théorique (Tab. 5) et l'étendue des nuages sur l'AFC (Fig. 4). En revanche, le contraste entre populations orientales et occidentales est plus marqué chez *C. suaveolens*. Les populations bulgares apparaissent beaucoup moins polymorphes que les françaises ($1,68 \pm 1,02$ ‰ contre $3,67 \pm 2$ ‰) (Tab. 5, Fig. 5), mais c'est la population corse qui montre le taux le plus élevé (8,6 ‰).

Sur l'AFC, l'étendue des nuages illustre les degrés de variabilité entre individus d'une même station : plus les individus sont éloignés, plus ils ont des combinaisons génotypiques différentes. Dans les deux cas, les populations insulaires, Corse et Ibiza, montrent les nuages les plus grands, ce qui indique qu'elles sont donc globalement plus hétérogènes que les populations continentales.

DISCUSSION

La distance génétique obtenue entre les deux espèces est élevée (0,432) et du même ordre de grandeur que celle donnée par Catzeflis (1984). Les distances génétiques intraspécifiques sont relativement faibles, à l'exception, chez *C. russula*, de la population d'Ibiza ($D = 0,122$). Dans le cas de cette île, l'étude des faunes d'endo- et d'ectoparasites (Beaucournu et Alcover 1984 ; Mas-Coma et Feliu 1984) a montré des affinités très marquées avec les populations d'Afrique du Nord, suggérant une origine maghrébine de cette population. Ceci pourrait expliquer ce taux de divergence qui serait accentuée par l'insularité. Les populations insulaires sont en effet le plus souvent différenciées des populations continentales proches : Corse/France, $D = 0,065$; Chypre/Israël, $D = 0,113$ et Sardaigne/France, $D = 0,084$ (Catzeflis 1984).

En situation continentale, les distances génétiques chez *C. suaveolens* sont faibles entre les populations européennes (France, Bulgarie), en accord avec les données de Catzeflis *et al.* (1985) dont l'échantillon est géographiquement complémentaire du nôtre (Suisse, Italie, Yougoslavie, Hongrie). Par contre, les populations orientales de *C. suaveolens* (Israël, Turquie) montrent une différenciation plus marquée (Catzeflis *et al.* 1985). On notera la particularité du locus Mpi pour lequel nous trouvons deux allèles, le 120 fixé en Bulgarie, Grèce, Autriche et Yougoslavie, et l'allèle 100 présent à l'ouest des Alpes. Les travaux de Catzeflis

(1984) révèlent l'existence d'un troisième allèle caractéristique des populations orientales, ce qui pourrait en partie expliquer le fort degré de différenciation de ces populations. Ces résultats suggèrent, chez *C. suaveolens*, l'existence de trois ensembles biogéographiques. Chez *C. russula*, les modifications génétiques qualitatives (présence d'allèles) et quantitatives (fréquence allélique) semblent plus progressives ; la différenciation génétique est faible mais néanmoins plus marquée que celle des populations de *C. suaveolens* et très nettement fonction de la distance géographique séparant les stations.

Globalement, une structuration géographique des populations apparaît chez les deux espèces de crocidures.

La variabilité génétique intrapopulationnelle (Ht) est forte sur les îles, ce qui paraît être une caractéristique générale des populations insulaires de crocidures surtout sur les grandes îles (Corse Ht = 8,6 % et Ibiza Ht = 3,5 % cette étude ; Chypre Ht = 5,9 %, Sardaigne Ht = 8,2 %) (Catzefflis 1984), alors qu'elle est relativement plus faible sur les petites îles (Minorque, Porquerolles Ht = 1,4 %). Une tendance similaire s'observe chez d'autres espèces animales (Cheylan 1988).

Pour expliquer ces différences du niveau de variabilité aussi bien des populations insulaires que continentales, il est difficile de faire la part entre facteurs stochastiques et facteurs sélectifs. Sur le continent, on constate que le taux d'hétérozygotie est maximal lorsque les densités de l'espèce sont minimales (cas de *C. suaveolens* sur le Lido des Aresquiers et celui de *C. russula* en Petite Camargue (Poitevin *et al.* 1987).

On serait tenté d'admettre que l'hypothèse neutraliste s'applique à ce dernier cas de figure, les petites populations étant fréquemment soumises à des processus d'extinction et de recolonisation avec effet de « goulot d'étranglement » permettant la fixation d'allèles mutants. Mais alors, pourquoi en Corse, si la population provient d'un petit nombre de fondateurs, trouve-t-on une variabilité maximale pour l'espèce, alors que la taille efficace de la population est grande ?

On peut opposer à cela le cas de la Bulgarie où le taux d'hétérozygotie est excessivement faible dans toute la population (Ht = 1,68 %).

On note enfin que si, dans les îles, le hasard semble présider à la fixation de tel ou tel allèle mutant, dans ces mêmes îles, l'évolution morphologique est orientée (Poitevin *et al.* 1987). Nous verrons dans une prochaine note à paraître (Fons *et coll.*) que l'insularité modifie également, en Corse, la biologie de la reproduction de *C. suaveolens* dans le sens prévu par la théorie de Mac Arthur et Wilson.

Ces apparentes contradictions retrouvent en fait leur cohérence dès lors que les relations qui existent entre l'espace des génotypes et celui des phénotypes sont pensées dans leur complexité historique et écologique : ce sera l'objet d'une dernière note de cette série (Croset *et al.*).

BIBLIOGRAPHIE

- AUTEM, M., E. MATHIEU et F. BONHOMME, 1987. — Entre l'individu et l'espèce tout entière, les panmixons existent-ils ? Les problèmes de l'analyse de l'organisation des pools de gènes et d'individus. *Coll. Nat. CNRS « Biologie des Populations », Lyon* : 286-293.
- BEAUCOURNU, J.C., et J.A. ALCOVER, 1984. — Siphonaptera from small terrestrial mammals in the Pityusic Islands. *In : Biogeography and ecology of the Pityusic Islands*. W. Junk Publishers, The Hague.
- BENMEHDI, F., J. BRITTON-DAVIDIAN et L. THALER, 1980. — Premier apport de la génétique biochimique des populations à la systématique des Mulots de France continentale et de Corse. *Bioch. Syst. and Ecol.*, 8 : 309-315.
- BONHOMME, F., J. CATALAN, J. BRITTON-DAVIDIAN, V.M. CHAPMAN, D. MORIWAKI, E. NEVO et L. THALER, 1984. — Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. *Biochem. Genet.*, 22 : 275-303.
- CATALAN, J., 1984. — *Méthodes génétiques appliquées à la systématique des Soricidae du Midi de la France*. Diplôme EPHE, Montpellier.
- CATALAN, J., et F. POITEVIN, 1981. — Les Crocidures du Midi de la France : leurs caractéristiques génétiques et morphologiques ; la place des populations corses. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 292, sér. III : 1017-1020.
- CATZEFLIS, F., 1983. — Relations génétiques entre trois espèces du genre *Crocidura* (Soricidae, Mammalia) en Europe. *Mammalia*, 47 : 229-236.
- CATZEFLIS, F., 1984. — *Systématique biochimique, taxonomie et phylogénie des Musaraignes d'Europe (Soricidae, Mammalia)*. Thèse, Lausanne.
- CATZEFLIS, F., T. MADDALENA, S. HELLWING et P. VOGEL, 1985. — Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). *Z. Säugetierkunde*, 50 : 185-201.
- CHEYLAN, M., 1988. — Variabilité phénotypique du Lézard des murailles *Podarcis muralis* sur les îles de la côte provençale, France. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 43 : 287-321.
- MAS-COMA, S., et C. FELIU, 1984. — Helminthfauna from small mammals (insectivores and rodents) on the Pityusic Islands. *In : Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands*. W. Junk Publishers, The Hague.
- NEI, M., 1975. — Molecular population genetics and evolution. *In : Frontiers of biology*, Vol. 40, A. NEUBERGER et A.L. TATUM, eds. North-Holland Publ. Co, Amsterdam, 288 p.
- PASTEUR, N., G. PASTEUR, F. BONHOMME, J. CATALAN et J. BRITTON-DAVIDIAN, 1987. — *Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines*. Lavoisier, Paris.
- POITEVIN, F., J. CATALAN, R. FONS et H. CROSET, 1986. — Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures. I. Critères d'identification et répartition biogéographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 42 : 39-58.
- SHE, J.X., M. AUTEM, G. KOTULAS, N. PASTEUR et F. BONHOMME, 1987. — Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 32 : 357-371.
- VIGNE, J.D., 1983. — *Les Mammifères holocènes de Corse et leurs rapports avec l'Homme : étude paléoethnozoologique*. Thèse, Paris.